

無脊椎動物の個体群エネルギー論についての研究 個体群の生産効率 そのほか

斎 藤 晋

自然よ

風と光のあなたの無限の広がりの中で、いつもあなたの方を向いている者として、私は生きよう
私はもはや所有の慾望をやめて
加わり、知り、うちくだかれ、ちりばめられ、
内から輝くあなたの分身のひとつとして、
あなたの中に深くめざめる。

初冬に、『旅と滞在』より

尾 崎 喜 八

動物の個体群は、生態学においては重要な研究対象である。個体群は、あるひとつの種のあつまりであり、空間的には個体間の遺伝子の交換の可能な広がりの中にあつまっている、といってよい。実際には、ある限定された地域のなかの個体の集まりを、さしている。個体群について知ろうとするとき、その構成メンバーである個体についての知識をもたなければならない。

個体と個体群との関係は、再生産という現象によくしめされる。個体が、個体をつくりだすことである。個体の再生産をあらわすとき、ふつう数がつかわれる。個体の個体群への貢献ということからみれば、産卵数がおおければおおいだけ貢献度がたかくなる。ある種の個体のあいだに、産卵数の“バラツキ”があるというのは、どういうことだろうか。少し考えてみよう。

陸上等脚目のばあい、個体間の産卵数の“バラツキ”があり、雌の大きさと産卵数とのあいだにたかい相関がみられた (SAITO 1969)。大きい個体ほど、おおく産卵するのである。これは、体内の生殖器官の容積の全体への割合が一定であり、卵の大きさも一定であるとすれば、当然のことである。

ある個体が、ほかの個体よりも大きいということは、ふたつの原因による。一つは長生きをしたことであり、もう一つは同年令の個体よりもよりおおくの食物をとったということである。つまり、ほかの個体がかわりに死んだのであり、ほかの個体が食物量を遠慮したのである。個体間の関係が、個体の個体群への貢献度をきめることになる。

さて、ここまで個体と個体群とについてのべてきたが、ここでは次の点をあつかうことにする。まず、個体群エネルギー論について簡単にのべ、そして、個体群の構成メンバーである個体の代謝について、Malaysia の Pasoh Forest Reserve のゴキブリを中心とするデータをだしてみる。そして、最後に、いままでの野外における動物の個体群エネルギー論の研究の集積から、生産効率をとりあげてそれぞれの動物の効率、そしてこの効率についてのさまざまな要因をあげてみるつもりである。

I 個体群エネルギー論について

生物による生産の研究は、はじめは湖や池などのやや閉鎖された生態系のなかでおこなわれた。そして、生態系を構成する生物部分のそれぞれについて、生産量の推定がおこなわれた。光合成植物のばあい、生産量の測定が動物にくらべてやや容易なのではやくからおこなわれた。しかし、動物の個体群のばあい、基本的な測定方法がみつけれられて推定ができたのは、1959年であった。ODUM と SMALLEY による研究である。動物個体群の生産力推定の研究がおくれた原因は、いくつかある。ODUM らの言葉では、つぎのようである。

“過去10年のあいだに、群集代謝のいくつかのパターンがおおくの生態系において研究されてきた。つまり、生態系のなかの全第一次 energy flow (総生産*), 消費者にとって有効なエネルギー量 (純生産*) や、第二次栄養段階をとおしてのおもなパスウェイがしらべられてきている。しかし、個体群レベルでのエネルギーの流れは、いまだ比較的少しの注目しかうけていない。群集のエネルギーの流れのやや満足できる数字は、構成する個体群の分類や生活史についての精細な知識がなくても、ときには得ることができる。が、個体群レベルでのエネルギーの流れの研究は、どうしても記載的な面と生活史のしっかりした礎のうえにたたないわけにはいかない。生物学的によくしられた、そして効果的な野外のサンプリングと研究とによってとらえられた種個体群は、いまのわれわれの知識の先駆的なレベルでの、個体群のエネルギーの流れの研究としての、もっともよい候補となるであろう”。

(ODUM と CONNELL, DAVENPORT ; Ecol., 43 : p88)

初期の研究は、動物個体群のばあいやはり生産諸量の推定だけであった。生産生態学のカテゴリーのなかであった。つまり具体的な数字を、重さなどでしめしただけである。そして、材料としてあつかいやすい動物でおこなわれた。しかし、しだいに研究内容がかわって、生産諸量をエネルギー量でしめし、効率がしめされ、その要因についての考察などもなされるようになってきた。

生産生態学から、しだいにエネルギー論にかわってきたのである。

生物エネルギー論の歴史はふるく、これが生態学のなかのエネルギー論にあたえた影響はひじょうにおおきい。生態学的エネルギー論への系譜はのちにのべるとして、個体群についての研究は、このエネルギー論ともつながった。それを、個体群エネルギー論 (population energetics) とよんでいる。

エネルギー論は、熱力学の第1法則と第2法則とによって一般化されるもので、生物エネルギー論 (bioenergetics) はこのうちのひとつの分野である。

個体群エネルギー論は、個体群についてのエネルギー変換をあつかうものであり、つぎのように定義される。すなわち、個体群の生産や消費、分配、そしてこれらの諸量についての生態学的効率 (ecological efficiencies) などを測定することによって、個体群の維持や変動、分散、分布、個体群間の関係や群集のなかにおける個体群の役割などを、解明する学問である。

いくつかの学問のなかに、個体群エネルギー論の萌芽をみることができる。萌芽とその生長とを

* いまでは () 内の用語をもちいている。

ながめてみよう。

まず、生態学と同格である動物の生理学では、体温調節・発育・内分泌・繁殖・神経・血液・摂食や栄養などがテーマとなって発展してきた。1780年ごろ、Lavoisier は呼吸と燃焼とはおなじ現象である、ととらえていた。これから、生物エネルギー論がはじまったとしてよいであろう。生理学みずから、エネルギー論をつくりあげたのである。たとえば、calorimetry は呼吸の問題から発していたのである。

そして、これを基礎とした応用面では、家畜の生産をあつかった分野において発展した。この分野での業績は、BRODY, S. の「Bioenergetics and growth」(1945)にまとめられた。これはまさに、生物エネルギー論のピラミッドともいうべきものである。この分野にちかいものには、水産業などもある。

基本的には、生理学と応用生物学に生物エネルギー論が芽ばえ、そして発展してきたといえる。もちろん、これには、物理学からの貢献はみのがすことはできない。

生態学においても、もちろんエネルギー論への流れがあった。生物による生産、または生物学的生産という考え方が、生態学におけるエネルギー論のもとになっている。

ODUM と SMALLEY がフロリダの海岸の沼沢地での二枚貝とバッタの個体群のエネルギー収支を推定した論文は、すでにのべたように1959年に発表された。

そのうち、個体群を対象としての生産力の研究は、おおくの研究者によっておこなわれるようになってきた。そのなかで、WIEGERT (1964) のアワフキムシ、*Philaenus spumarius* 個体群の研究は、ひじょうにこまかくしかもおおくの方法で、注意ぶかくエネルギーの流れを推定したものとして光っている。彼は、生息場所と移動の点から個体群のエネルギー収支を考察した。

これ以前に、ミジンコ *Daphnia pulex* の実験個体群をもちいた RICHMAN (1958) や SLOBODKIN (1959) は、念入りの研究をやっていた。彼らの仕事は、生態学的効率などの予測に重要な示唆をあたえた。

また、生息場所をひとつにした、いくつかの近い動物個体群の比較をねらった研究もでてきた。たとえば、テムズ川の魚類の5種については MANN (1965) が、森林の等脚目の3種については SAITO (1969) がおこなった。たがいに近縁の動物の個体群では、生長量や同化量の単位面積あたりの値はかなりちがったとしても、生態学的効率ではおなじような値をしめすことがわかった。

最近では、生態学的に興味のありそうな種個体群が、研究材料となっている。たとえば、LAWTON (1971) は肉食動物個体群をしらべようと、材料にトンボ *Pyrrhosoma nymphula* をえらんだ。このトンボ個体群の生産効率は51%から58%で、かなり高いといえる。また、EDGAR (1971) はクモ *Pardosa lugubris* の個体群をしらべてみたが、エネルギー収支量、たとえば同化量 (= 摂食量) は $130 \text{ kcal/m}^2/\text{年}$ で、そんなにたかくはなく、生産効率も28.8%であった。いままでは、比較的密度のたかい個体群が調査に有利なのでえらばれていたが、MCNEILL (1971) は低密度の動物として草原のメクラカメムシ *Leptopterna dolabrata* 個体群をしらべた。密度がひくいだけあって、単位面積あたり単位時間内の生産量や同化量などは、いままでの研究結果にくらべてひじょうにひくかった。彼は、この調査を5年間つづけてみて、生産効率はあまり変わらず56%から64%のあいだにあるこ

とをした。

Ⅱ マレーシア、パソ保護林の土壌動物の代謝*

国際生物学事業計画 (IBP) の一環として Malaysia での熱帯多雨林の生産力の研究がおこなわれている。この研究はその一部としておこなわれたものである。

調査地は、Negeri Sembilan にある Pasoh 保護林で、この中に日本隊用の調査地域 Plot 1 がある。日本のほかの、マレーシアと英国も、この熱帯多雨林の生産力をしることがテーマである。マレーシアと英国とは、同一プロットをもちいているが、鳥類のための調査区など、ほかにいくつかの調査区をもうけている。

日本隊のテーマのうちに、土壌動物による生産力の推定があり、これが私のテーマである。これは、5名のメンバーによりおこなわれ、個体の代謝についての研究を私がうけもった。いままでの調査では、土壌動物として、シロアリが重要であることがわかり、つぎに重要なのがゴキブリの仲間であろうと目安がつけられていた。これらの動物は、栄養段階という点からは消費者とよばれていて、落葉などの植物の遺体の分解に重要な働きをもっている。この分解は、土壌動物の生産力のもう一つの面であるので、テーマとしておとすことのできないものである。

実際には、生産のさまざまな面のうちの生長率と呼吸率とを当面の目的とした。マレーシア滞在中に、このほかに摂食実験や、絶食実験などもおこなったが、ここでは、生長率と呼吸率についてだけのべることにする。

実験材料は、すべて、さきにのべた日本隊のプロット、Plot 1 のうちの土壌動物用プロットから採集されたものをもちいた。動物は、ゴキブリとコガネムシ幼虫である。

1. ゴキブリとコガネムシ幼虫の生長率

飼育は、Kuala Pilah にある実験室でおこなわれた。飼育には、小動物飼育器 (NKS の NK type) がもちいられ、26°C でつづけられた。体重測定には、Mettler の P162 がつかわれた。体重測定の間隔は2日から5日である。これらの動物は、直径9 cm の、深さが2 cm から9 cm のさまざまなペトリ皿のなかに、食物としての落葉と水をふくんだスポンジとともにいれられた。

図1には、ゴキブリの体重と生長比とがしめされている。これはゴキブリ5種の生長比であるので、種間の差があることはいなめない。生長のあらわし方は、いままでにいくつかが考えられている。最初の体重を w_1 、つぎの体重を w_2 とすると、

$$w_2 - w_1 = \text{体重の増加分} (\Delta w)$$

である。ここでの生長比は、体重測定の間隔のときの Δw を1ヶ月あたりになおした百分率なので、

$$\frac{w_2}{w_1} \times 100,$$

月生長比といってよい。だから、生長がみられれば、1よりは大きいはずである。そして、実験室においてとはくに、また野外においても、つねに最高の生長比をみることはむずかしいと考えられる

* 文部省科学研究費の海外学術調査費による。この資料などをもとに後にまとめられる予定である。

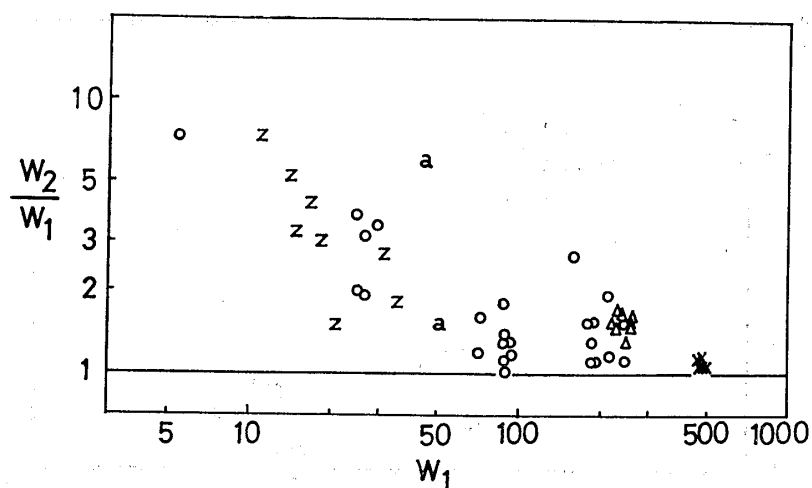


図1 マレーシア，クアラ・ピラーの実験室における 26°C のときのゴキブリ 5 種の月生長比。 w_1 , w_2 の単位は mg である。

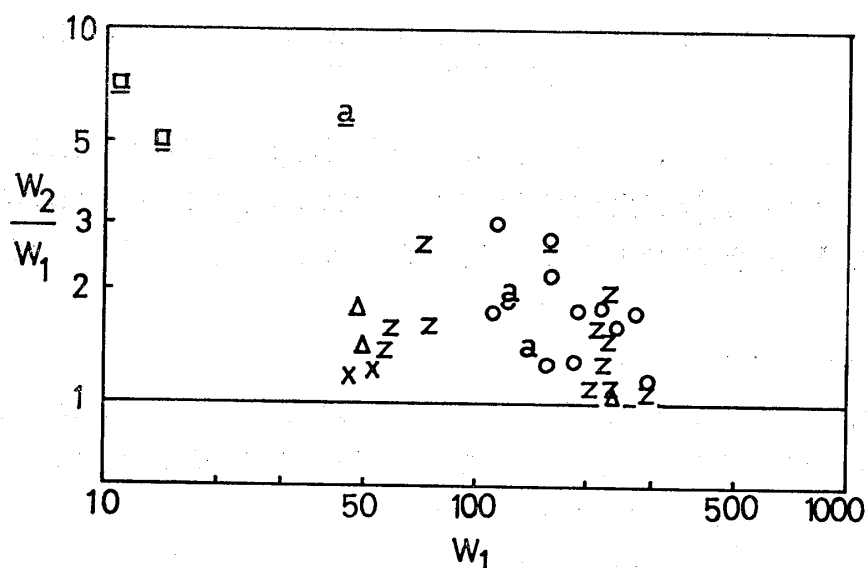


図2 マレーシア，パソ保護林内のゴキブリ 5 種の月生長比。個体は litter bag のなかにいれられた。アンダーラインのあるマークは，実験室のデータ（図1）である。□とZとは同一種。

ので，ある値よりはひくい値をとるとおもわれる。つまり，1 以上からある値までの範囲の値をしめすであろう。

この生長比は，体重との関係では，大きい個体ほどひくく，小さい個体ほどたかい。これは，生長曲線が直線であろうと S 字型であろうと，以上のことはいえることである。生長曲線と生長率についてはほかで述べたい。

図2には，ゴキブリ 5 種の野外における生長比がしめされている。これは，ゴキブリを落葉とともにかんれいしゃの袋にいれるという，litter bag 法でおこなった。図中のアンダーラインをつけたマークは，図1のものである。これも図1とおなじような傾向がみられる。実験につかわれた動物の体

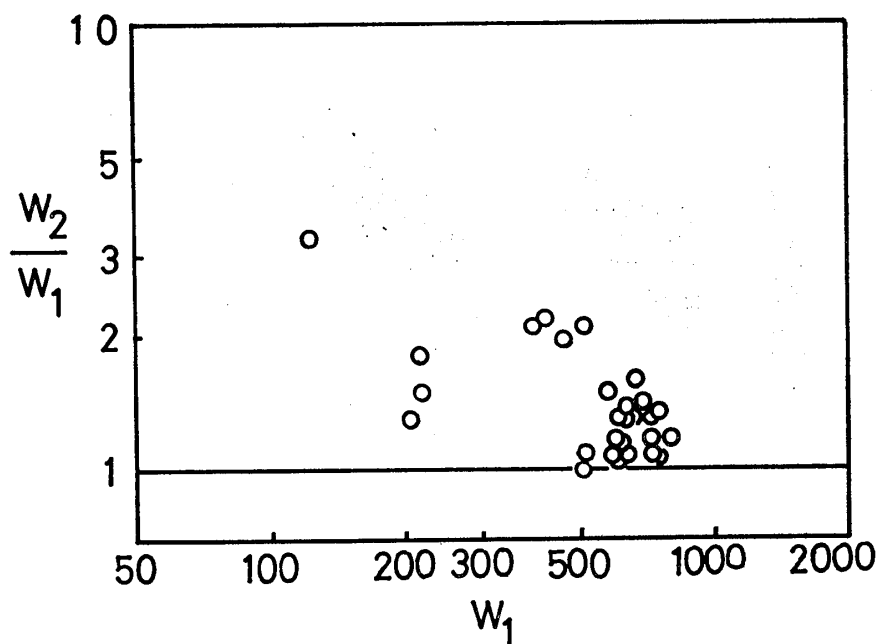


図3 マレーシア, クアラ・ピラーの実験室における 26°C のときのコガネムシの1種の幼虫の月生長比。

重が, 図1のよりもおおきいのは, 小さい個体のばあい実験操作がむずかしいことによる。

図3には, コガネムシの1種の幼虫の生長比がしめされている。傾向はいままでのゴキブリの場合とおなじであるが, ここの生長比は1種だけの生長比なので, 幼虫の体重の上限はきまっているとおもわれる。

2. ゴキブリ数種の呼吸率

測定するまえに, 7日ほど Kuala Pilah の実験室の26°Cの飼育器内におかれた。酸素消費量は, 26°Cのもとでワールブルグ検圧計で測定され, 1時間以上つづけられた。ワールブルグの呼吸室は, 容積17ccほどである。CO₂吸収剤には, 11% KOHをもちいた。動物のはいった呼吸室は, シャープ製の温度調節器 (Model TE-18) で26°Cにされた水のなかにしずめられた。

体重と呼吸率とは, つぎのようにしめされる。

$$r = aw^b,$$

r は呼吸率で, w は体重, a と b とは定数。単位体重あたりの呼吸率は,

$$\frac{r}{w} = aw^{b-1}$$

であり, 体重のおおきいものほど, ひくい値をとる。

ゴキブリ7種の1gmあたりの呼吸率を, 体重との関係でしめたのが, 図4である。いままでの結果と同様であり, 最小自乗法によると,

$$r/w = 1606w^{-0.356}$$

となる。 $b-1=0.356$ であるから, $b=0.644$ となる。

いままでのゴキブリの測定結果は, ワモンゴキブリ, *Periplaneta americana* で0.34mlO₂/mg/hr

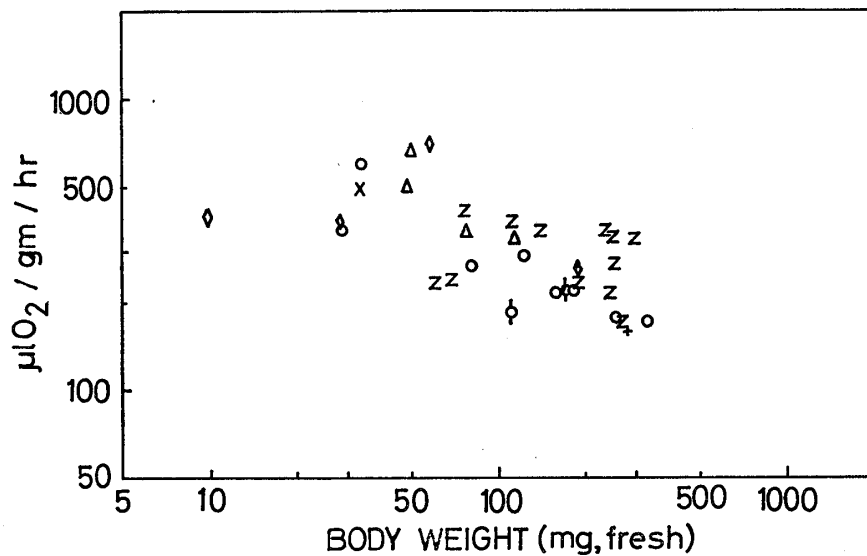


図4 ゴキブリ7種の26°Cのときの呼吸率。呼吸率は、体重(生重)1 gmあたりの値でしめされている。 $r/w=1606w^{-0.356}$ で、 $r=0.657$ 。

(25°C, ♀と♂の成虫, RICHARDS 1963), チャバネゴキブリ, *Blattella germanica* で $0.8 \text{ mlO}_2/\text{mg/hr}$ (27°C, 55mg の♂成虫, HARVEY と BROWN 1951), *Blatta (Periplaneta) orientalis* では, SLATER (1927) によると $0.3 \text{ mlO}_2/\text{mg/hr}$ (150mg, 25°C), GUNN と COSWAY (1942) によると $0.3 \text{ mlO}_2/\text{mg/hr}$ (♂成虫, 25°C) である。これらの結果は, 図4のばあいにかい。

Ⅲ 野外における動物個体群の生産効率*

動物個体群をめぐるエネルギーの流れは, つぎのようである。

$$C - FU = A,$$

$$A = P + R,$$

C は摂食量, FU は不消化排出量, A は同化量, P は生産量, R は呼吸消費量である。これらは, すべて単位時間内, 一定面積内の動物個体群をとるエネルギー量でしめされる。

この動物個体群のばあいの生態学的効率は, つぎのように定義されている。つまり, 個体群にとどめられたり, ながれたりするいろいろなパラメーターの比, である。しかし, 効率という用語をつかう以上, ただたんなる比ではなく, 仕事として説明できるもの, つまりパラメーターが分子にならなければならない。そして, 分母となるものは個体群がとりこむエネルギーのパラメーターである。分子, つまり個体群の仕事としては, 生産量 (P), 生長量 (G), 再生産量 (Rp) および死亡量 (M) である。生産量や生長量, 再生産量は, 動物体としてつくったものであり, 死亡量はつぎの栄養段階へ動物体として流した量である。上記のよっつのパラメーターの関係はつぎのようである。

$$P = G + Rp + Cv,$$

$$\Delta B = P - M,$$

Cv は脱皮量で, 昆虫のばあいの脱皮ガラや糸, 哺乳類などの毛や角などである。 ΔB は, 現存量

* 日本生態学会第19回大会(仙台, 1972年4月)で講演したものの一部に新しいデータを加えたものである。

表1 a 昆虫個体群の生産諸量と生産効率

| 動物 | 食性 | 摂食量 | 不消化 排出量 | 同化量 | 呼吸量 | 生産量 | 生長量 | 再生産量 |
|--|----|---------|------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 粘管目 <i>Isotoma trispina</i> | | | | 43.3 | 26.4 | 16.9 | 8.6 | 7.1 |
| <i>Onychiurus</i> sp. | | | | 18.7 | 10.4 | 8.3 | 5.7 | 2.6 |
| 直翅目 <i>Orchelimum fidicinium</i> | | 107 | 78 | 29.4 | 18.6 | 10.8 | | |
| grasshopper の18種 | | 4.782 | 3.024 | 1.758 | 1.120 | 0.638 | | |
| " | | 2.636 | 1.667 | 0.969 | 0.596 | 0.373 | | |
| " | | 36.067 | 22.804 | 13.263 | 8.690 | 4.573 | | |
| 直翅目 <i>Chorthippus parallelus</i> | | | | 13.1 | 7.1 | 6.0 | | |
| " | | | | 11.5 | 6.4 | 5.1 | | |
| " | | | | 9.1 | 5.1 | 4.0 | | |
| 半翅目 <i>Philaenus spumarius</i> , sucker | | 1.002 | 0.421 | 0.582 | 0.534 | 0.048 | 0.046 | |
| " | | 2.013 | 0.846 | 1.167 | 1.071 | 0.096 | 0.093 | |
| " | | 100.116 | 61.551 | 38.565 | 22.602 | 15.963 | 15.125 | |
| 半翅目 <i>Leptopterna dolabrata</i> , メクラカ メムシ, sucking insect | | 0.8356 | 0.5831 | 0.2525 | 0.1006 | 0.1519 | 0.1361 | 0.0117 |
| " | | 0.3487 | 0.2070 | 0.1417 | 0.0616 | 0.0800 | 0.0620 | 0.0163 |
| " | | 0.5111 | 0.3014 | 0.2097 | 0.0875 | 0.1222 | 0.0915 | 0.0265 |
| " | | 0.4552 | 0.2738 | 0.1814 | 0.0637 | 0.1177 | 0.0873 | 0.0279 |
| " | | 0.8143 | 0.5614 | 0.2529 | 0.1035 | 0.1494 | 0.1220 | 0.0225 |
| 積翅目 <i>Pteronarcys scotti</i> の幼虫, detritus | | 9.199 | 8.210 | 0.989 | 0.684 | 0.305 | | |
| 蜻蛉目 <i>Pyrrhosoma nymphula</i> , carnivore | | 8.464 | 0.859 | 7.605 | 3.169 | 4.436 | 3.939 | |
| " " | | 8.545 | 0.987 | 7.558 | 3.668 | 3.890 | 3.587 | |
| 双翅目 <i>Hedriodiscus truquii</i> , ミズアブ, algae をくう | | 14.921 | 6.443 | 8.478 | 6.387 | 2.091 | 2.004 | |
| " | | 16.944 | 6.858 | 10.086 | 7.779 | 2.308 | 2.208 | |
| " | | 18.438 | 7.397 | 11.041 | 6.950 | 4.091 | 3.919 | |
| " | | 20.852 | 8.365 | 12.486 | 7.387 | 5.099 | 4.885 | |
| 鱗翅目 鱗翅目の defoliator の4種, phyto- phagous | | 28.4 | 16.5 | 11.8 | 4.6 | 6.8 | | |
| " | | 31.0 | 18.1 | 12.9 | 4.6 | 7.6 | | |
| " | | 9.6 | 5.6 | 4.0 | 1.4 | 2.3 | | |
| " | | 8.5 | 4.9 | 3.5 | 1.5 | 1.8 | | |

生産諸量の単位は kcal/m²/年 であらわされている。

| 脱皮量 | 死亡量 | 現在量 (kcal/m ²) | 生産効率 | 年 | 生 態 系 | 著 者 |
|--------|--------|-------------------------------|------|----------------|--------------------------|------------------|
| 1.2 | 15.7 | 0.846 | 39.0 | | grassfield, Kyushu | TANAKA, 1970 |
| | 8.3 | 0.786 | 44.4 | | " | " |
| | | | 36.7 | | | SMALLEY, 1960 |
| | | | 36.3 | 1959 | old field, Michigan | WIEGERT, 1965 |
| | | | 38.5 | 1960 | " " | " |
| | | | 34.5 | 1960 | alfalfa field, " | " |
| | | | 45.8 | 1966 | meadow. | GYLLENBERG, 1969 |
| | | | 44.3 | 1967 | " | " |
| | | | 43.9 | 1968 | " | " |
| 0.002 | 0.516 | | 8.24 | 1959 | old field, Michigan | WIEGERT, 1964 |
| 0.003 | 1.138 | | 8.22 | 1960 | " " | " |
| 0.838 | | | 41.4 | 1960 | small alfalfa field, " | " |
| 0.0041 | 0.1245 | | 60.2 | 1965 | grassland, Berkshire | McNEILL, 1971 |
| 0.0018 | 0.0457 | | 56.5 | 1966 | " | " |
| 0.0042 | 0.0649 | | 58.3 | 1967 | " | " |
| 0.0025 | 0.0594 | | 64.9 | 1968 | " | " |
| 0.0049 | 0.1045 | | 59.1 | 1969 | " | " |
| | | | 30.8 | | mountain stream, Georgia | McDIFFETT, 1970 |
| 0.497 | 3.396 | 0.943 | 58.3 | 1966—1967 | weedy pond, Durham | LAWTON, 1971 |
| 0.303 | 1.656 | 1.421 | 51.5 | 1967—1968 | " | " |
| 0.087 | 1.479 | | 24.7 | Spring 6, 1965 | hot spring, Washinton | STOCKNER, 1971 |
| 0.099 | 1.361 | | 22.9 | " 1966 | " | " |
| 0.172 | 2.592 | | 37.1 | Spring 4, 1965 | " | " |
| 0.214 | 3.329 | | 40.8 | " 1966 | " | " |
| | | | 57.6 | 1965, old | Monks wood, England | SMITH, 1972 |
| | | | 58.9 | 1965, young | ハシバミ, ブナ, カンなど | " |
| | | | 57.5 | 1966, old | | " |
| | | | 51.4 | 1966, young | | " |

表 1 b 昆虫をのぞいた無脊椎動物の

| 動 物 | | 食 性 | 摂食量 | 不消化 排出量 | 同化量 | 呼吸量 | 生産量 | 生長量 | 再生産量 |
|------------------|--|-----|-------|------------|--------|--------|-------|-------|-------|
| 軟 体 動 物 | 二枚貝類 | | | | | | | | |
| | <i>Modiolus demissus</i> | | | | 56.0 | 39.0 | 17.0 | | |
| | <i>Scrobicularia plana</i> , lower sample | | 988 | 388 | 600 | 476 | 124 | 60 | 64 |
| | " " | | 851 | | | | | | |
| | " upper sample | | 119.5 | 47.4 | 72.1 | 54.6 | 17.5 | 13.3 | 4.2 |
| | " " | | 104.2 | | | | | | |
| 節 足 動 物 | 腹足類 | | | | | | | | |
| | <i>Littorina irrorata</i> , deposit | | 644 | 304 | 290 | 249.4 | 40.6 | | |
| | 直正クモ目 | | | | | | | | |
| | <i>Pardosa lugubris</i> , carnivorous | | 1.130 | 0 | 1.130 | 0.803 | 0.326 | 0.223 | 0.075 |
| | 等脚目 | | | | | | | | |
| | <i>Armadillidium vulgare</i> , detritus | | 70.3 | 35.2 | 35.1 | 28.4 | 6.7 | 6.1 | 0.6 |
| | <i>Porcellio scaber</i> , " | | 15.5 | 7.8 | 7.7 | 6.6 | 1.2 | 1.1 | 0.1 |
| | <i>Ligidium japonicum</i> , " | | 13.8 | 6.9 | 6.9 | 6.0 | 0.9 | 0.7 | 0.2 |
| | " " | | | | 19.5 | 16.0 | 3.5 | 2.13 | 1.40 |
| | 端脚目 | | | | | | | | |
| | <i>Hyaella azteca</i> , sedimented detritus と microflora と fauna | | | | 27.12 | 20.22 | 6.90 | 4.59 | 0.39 |
| | " " | | | | 14.87 | 11.56 | 3.31 | 2.01 | 0.39 |
| | <i>Crangonyx richmondensis occidentalis</i> | | | | 6.52 | 5.21 | 1.31 | 1.08 | 0.03 |
| | " " | | | | 6.54 | 5.03 | 1.51 | 1.17 | 0.07 |
| | <i>H. azteca</i> | | | | 18.072 | 13.573 | 4.535 | 2.980 | 8.291 |
| | <i>C. richmondensis</i> | | | | 6.523 | 5.160 | 1.363 | 1.104 | 0.032 |
| | 鰓脚目 枝角亜目 | | | | | | | | |
| | <i>Leptodora kindtii</i> , predaceous | | 15.64 | 9.38 | 6.26 | 4.38 | 1.88 | | |
| | " " | | 61.64 | 36.98 | 24.65 | 17.26 | 7.39 | | |
| | ヒメミミズ類 | | | | | | | | |
| | <i>Cognettia sphagnetorum</i> | | | | 74.84 | 61.98 | 12.86 | | |
| | " | | | | 73.75 | 63.36 | 10.39 | | |

個体群の生産諸量と生産効率

| 排出量 | 死亡量 | 現存量 (kcal/m ²) | 生産効率 | 年 | 生 態 系 | 著 者 |
|-------|-----|-------------------------------|------|------------------|------------------------------|-------------------------|
| | | | 30.4 | | Georgia salt marsh | KUENZLER, 1961 |
| | | | 20.7 | 1966—1967 | North Wales coast | HUGHES, 1970 |
| | | | | " | " | " |
| | | | 24.3 | " | " | " |
| | | | | " | " | " |
| | | | 14.0 | | Georgia salt marsh | ODUM と SMALLEY, 1959 |
| 0.028 | | 0.175 | 28.8 | | Loch Lomand の oak 林 | EDGAR, 1971 |
| | 7.9 | | 19.1 | | Kiyosumi, Chiba | SAITO, 1969 |
| | 1.2 | | 15.6 | | " | " |
| | 1.3 | | 13.0 | | " | " |
| | | | 17.9 | | " | SAITO, 1965 |
| 1.93 | | 1.529 | 25.4 | 湖の shallow | Marion 湖, British Columbia | MATHIAS, 1971 |
| 0.91 | | 1.057 | 22.3 | " medium | " | " |
| 0.20 | | 0.719 | 20.1 | " shallow-medium | " | " |
| 0.31 | | 0.665 | 23.1 | " deep | " | " |
| 1.264 | | 1.031 | 25.1 | 湖の平均値 | " | " |
| 0.227 | | 0.705 | 20.9 | " | " | " |
| | | | 30.0 | 1966 | Pymatuning 人工湖, Pennsylvania | CUMMINS など, 1969 |
| | | | 29.9 | 1967 | " | " |
| | | | 17.2 | 1968—1969 | 湿原, England | STANDEN, 1973 |
| | | | 14.1 | 1969—1970 | " | " |

表1 c 脊椎動物個体群の

| 動物食性 | 摂食量 | 不消化排出量 | 同化量 | 呼吸量 |
|---|-------|--------|--------|--------|
| 魚類 | | | | |
| <i>Rutilus rutilus</i> | 166.4 | 37.3 | 129.1 | 118.4 |
| <i>Alburnus alburnus</i> | 430.9 | 86.2 | 344.7 | 314.2 |
| <i>Leuciscus leuciscus</i> | 31.5 | 6.3 | 25.2 | 23.7 |
| <i>Perce fluviatilis</i> | 31.2 | 6.2 | 25.0 | 23.2 |
| <i>Gobio gobio</i> | 49.5 | 10.5 | 39.0 | 37.0 |
| 鳥類 | | | | |
| <i>Telmatodytes palustris</i> , ミソサザイ, insectivore | 128.1 | 39.3 | 88.8 | 88.3 |
| 哺乳類 | | | | |
| <i>Microtus pennsylvanicus</i> | 25.0 | 7.5 | 17.5 | 17.0 |
| <i>M. arvalis</i> , mass occurrence のときの, herbivorous | 0.330 | 0.074 | 0.256 | 0.223 |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> , seeds か fruits | 4.079 | 0.696 | 3.383 | 3.293 |
| <i>Apodemus flavicollis</i> | 3.152 | 0.437 | 2.715 | 2.643 |
| 全 rodents | 7.472 | 1.171 | 6.301 | 6.134 |
| small mammal の13種, herbivorous | | | 10.595 | 10.022 |
| <i>Dipodomys merriami</i> , seed feeder | | | 5.788 | 5.488 |
| <i>Lepus californicus</i> , grazer と browser | | | 2.321 | 2.200 |
| <i>Mustela rixosa</i> , carnivorous | | | 0.556 | 0.543 |
| <i>Adenota kob thomasi</i> , レイヨウ | 74.0 | 11.6 | 62.4 | 61.6 |
| <i>Loxodonta africanus</i> | 71.6 | 48.26 | 23.34 | 23.00 |
| <i>Odocoileus virginianus</i> , white tail deer | 52.6 | 12.5 | 40.14 | 39.5 |

の変化である。

いままでに、おおくの生態学的効率が、おおくの研究者によってつくられ、そして名づけられてきた。最近、この生態学的効率をまとめ、整理した KOZLOVSKY (1968) によると、生態学的効率の種類は12もあり、しかも、そのうちのひとつにはななつもの名称がつけられていたという。

さて、ききにあげた分子となるものに、同化量をくわえてみると、つぎのような効率がかんがえられる。

| 仕事としてのパラメーター | 比 | 効 率 名 |
|--------------|--------|--------|
| 1. P | P/C | 粗生産効率 |
| 2. // | P/A | 生産効率 |
| 3. G | G/C | 粗生長効率 |
| 4. // | G/A | 生長効率 |
| 5. Rp | Rp/C | 粗再生産効率 |

生産諸量と生産効率

| 生産量 | 生長量 | 再生産量 (現存量*) | 生産効率 | 生態系 | 著者 |
|-------|-------|----------------|------|----------------------------|----------------------------|
| 10.7 | | | 8.29 | River Thames, England | MANN, 1965 |
| 30.5 | | | 8.85 | " | " |
| 1.5 | | | 5.95 | " | " |
| 1.8 | | | 7.20 | " | " |
| 2.6 | | | 6.67 | " | " |
| 0.5 | | | 0.56 | Georgia salt marsh, USA | KALE, 1965 |
| 0.52 | | | 29.7 | old field, USA | GOLLEY, 1960 |
| 0.034 | 0.003 | 0.031 | 13.3 | cultivated field, Poland | TROJAN, 1970 |
| 0.090 | | | 2.66 | ブナの混交林, Ojców, Poland, | GRODZINSKI など, 1970 |
| 0.072 | | | 2.65 | " | " |
| 0.167 | | | 2.65 | " | " |
| 0.574 | | | 5.42 | desert shrub, Arizona, USA | CHEW と CHEW, 1970 |
| 0.300 | | | 5.18 | " | " |
| 0.121 | | | 5.21 | " | " |
| 0.013 | | | 2.34 | old field, USA | GOLLEY, 1960 |
| 0.8 | | | 1.28 | Uganda | BUECHNER と GOLLEY, 1967 |
| 0.34 | | 7.1* | 1.46 | | PETRIDES と SWANK, 1966 |
| 0.64 | | 1.3* | 1.59 | Michigan, USA | DAVIS と GOLLEY, 1963 |

| | | | |
|-----|------|--------|--------|
| 6. | Rp | Rp/A | 純再生産効率 |
| 7. | " | Rp/P | 再生産効率 |
| 8. | M | M/C | 生態効率 |
| 9. | " | M/A | 純生態効率 |
| 10. | A | A/C | 同化効率 |

以上のものは、ディメンジョンのない数字で、ふつう百分率であらわされている。

ここでは、これらのうちの生産効率をとりあげてみたい。生産効率 (production efficiency, Ep) は、同化されたエネルギー量のうちの生産へまわる量の割合をしめたものである。生産効率が良いということは、呼吸による消費エネルギー量が生産量にくらべてすくないということである。

野外の動物個体群のエネルギーの流れの研究もやっとふえてきて、やや資料となるようになってきた。ここでは、いままでにおこなわれた研究結果をもとにして、さまざまな動物の個体群の生産効率

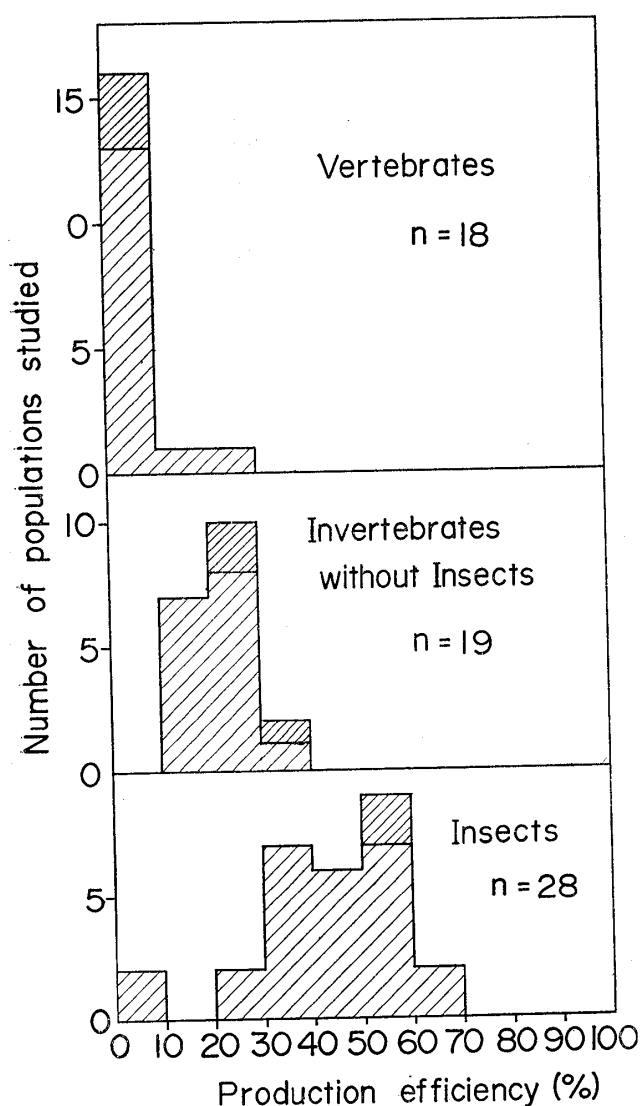


図5 昆虫、昆虫をのぞいた無脊椎動物、それに脊椎動物の生産効率の分布。濃い斜線部は、動物食動物であり、昆虫のうちの10%以下のデータは WIEGERT (1964) のものである。

は、耕作されなくなった畑での、アワフキムシの仲間、*Philaenus spumarius* の8.2%である。これも植物液をすすう昆虫であるが、この値はアワフキムシの成虫がほかの畑から移入してきたことによる。だから、移入と移出のない、ふつうの状態とはかなりことなる。ほとんどの昆虫が30%台から50%台の効率をしめしている。これらの昆虫は、1年のうちのある時期だけを生活しているものがほとんどである。肉食性昆虫のトンボ幼虫でも、50%台であった。

昆虫をのぞいた無脊椎動物は、二枚貝、巻貝や、クモ、等脚目などの節足動物である。これらの個体群の生産効率は、10~30%ふきんまでである。たかい値は、二枚貝の *Modiolus demissus* の30.4%、ひくい値は等脚目ヒメフナムシ *Ligidium japonicum* の13.0%であった。

これらの便宜的に分けた動物群で、それぞれことなった生産効率をしめすことには、理由があるとおもわれる。たとえば、動物個体群におけるAとP、またはRとPとの関係は、いくつかの動物群で

をかんがえてみる。

研究された動物は、脊椎動物が18種、昆虫が11種、昆虫をのぞいた無脊椎動物が11種である。ただし、近い動物の2種以上の異種個体群のばあいには、1種としてかぞえた。これらの動物の生産諸量と生産効率とを表わしたのが、表1aから表1cである。同一種で数年つづけられた研究結果も、年ごとにひとつのデータとしてあつかった。

動物を、脊椎動物、昆虫をのぞいた無脊椎動物、昆虫の3群にわけて、それぞれの生産効率をヒストグラムにしたのが、図5である。これをみてわかるように、三つの動物群のあいだには違いがみられる。

脊椎動物のばあいでは、GOLLEY (1960) のしらべた *Microtus pennsylvanicus* がもっともたかい効率、29.7%をしめした。ほかは、ほとんどが魚類をもふくめて、10%以下である。同化したエネルギーのうち9割以上が、呼吸として消費されるわけである。

昆虫は、かなりたかい生産効率をしめしている。もっとも高い値、64.9%は、メクラカメムシの仲間の *Leptopterna dorabrata* の1968年のときに測定された。この昆虫は、植物液をすすって食物としている。ぎゃくにもっとも低い

それぞれことなることがしられている (ENGELMANN 1966, SAITO 1969, McNEILL と LAWTON 1970)。McNEILL と LAWTON は、恒温動物・全変温動物・短命の変温動物の3群にわけることができるとのべている。また、SAITOは、*A*と*P*との関係は、①体温、②食性、③個体の生長の特性、④活動性、⑤寿命、⑥令構成によってかわりうるとしている。

生産効率も、うえの要因によってことなるとおもわれる。この要因を吟味しなければならない。

1) 体温 恒温動物のばあい、熱帯以外では体温維持にかなりのエネルギーをつかう。とくに、短い寿命で温度のたかいときにだけ生存するような昆虫などにくらべると差がおおきくなる。

2) 食性 なにを餌とするかで、その動物の摂食活動がちがってくる。植食性動物のように餌のなかに生息しているのとちがって、肉食性動物は餌をさがしもとめなければならない。

3) 寿命と生長の限界 生長をしなくなった個体のばあい、つかうエネルギーは呼吸のためである。生長がとまったときに、寿命がおわれれば生産効率はたかくなる。

4) 令構成 上のばあいともつながるが、幼い動物のほうが生長率はたかく、個体の同化量にたいする生長量の比は、老令になるにしたがって減少していく。年令集団がかずおおい個体群のばあいでは、若令の集団の割合のおおいほど、生長量としてのエネルギーは蓄積されていく。

図5にしめされるように、脊椎動物では生産効率がひくいことは事実である。が、以上のべたことで、それぞれの個体群の生産効率の高いことやひくいことが説明できるわけではない。それには、もっとさまざまな動物の個体群が調査されなければならない。しかし、上のよっつの要因については、重要なものであることは間違いないであろう。

引用文献

- 1) BUECHNER, H. K. and F. B. GOLLEY: Preliminary estimation of energy flow in Uganda kob (*Adenota kob thomasi* NEUMANN). In PERTRUSEWICZ, K. (Ed.) "Secondary productivity in terrestrial ecosystem", 243—254 (1967)
- 2) BRODY, S.: Bioenergetics and growth. New York, 1023p. (1945)
- 3) CHEW, R. M. and A. E. CHEW: Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. Ecol. Monogr. 40, 1—21 (1970)
- 4) CUMMINS, K. W., R. P. COSTA, R. E. ROWE, G. A. MOSHIRI, R. M. SCANLON and P. K. ZAOPEL: Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* FOCKE (Cladocera). Oikos 20, 189—223 (1969)
- 5) DAVIS, D. E. and F. B. GOLLEY: Principles in mammalogy. New York, 335p. (1963)
- 6) EDGAR, W. D.: Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa (Lycosa) lugubris* (WALCKENAER). Oecologia 7, 136—154 (1971)
- 7) ENGELMANN, M. D.: Energetics, terrestrial field studies and animal productivity. Adv. Ecol. Res. 3, 73—115 (1966)
- 8) GOLLEY, F. B.: Energy dynamics of food chain of an old-field community. Ecol. Monogr. 30, 187—206 (1960)
- 9) GRODZIŃSKI, W. et al.: Energy flow through small rodent population in a beech forest. In Ed. by K. PETRUSEWICZ and L. RYSKOWSKI, "Energy flow through small mammal populations," Warszawa 291—

298 (1970)

- 10) GUNN, D. L. and COSWAY, C. A.: J. Exptl. Biol. 19, 124— (1942)
- 11) GYLLENBERG, G.: The energy flow through a *Chorthippus parallelus* (Zett.) (Orthoptera) population on a meadow in Tvärminne, Finland. Acta Zool. Fennica. 123, 1—74 (1969)
- 12) HARVEY, W. R. and A. W. A. BROWN: Can. J. Zool. 29, 42— (1951)
- 13) HUGHES, R. H.: An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (DaCosta). J. Anim. Ecol. 39, 357—381 (1970)
- 14) KALE, H. W. II: Ecology and bioenergetics of the long-billed marsh wren in Georgia salt marsh. Publ. Nuttall Orn. Club. 5, 1—142 (1965)
- 15) KUENZLER, E. J.: Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. Limnol. and Oceanogr. 6, 191—204 (1961)
- 16) LAWTON, J. H.: Ecological energetics studies on larvae of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (SULZER) (Odonata: Zygoptera). J. Anim. Ecol. 40, 385—423 (1971)
- 17) MANN, K. H.: Energy transformations by a population of fish in the River Thames. J. Anim. Ecol. 34, 253—275 (1965)
- 18) MATHIAS, J. A.: Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyaella azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion Lake, British Columbia. J. Fish. Res. Bd. Canada 28, 711—725 (1971)
- 19) McDIFFETT, W. F.: The transformation of energy by a stream detritivore, *Pteronarcys scotti* (Plecoptera). Ecol. 51, 975—988 (1970)
- 20) McNEILL, S.: The energetics of a population of *Leptopterna dolabrata* (Heteroptera: Miridae). J. Anim. Ecol. 40, 127—140 (1971)
- 21) McNEILL, S. and J. H. LAWTON: Annual production and respiration in animal population. Nature, Lond. 225, 472—474 (1970)
- 22) ODUM, E. P., C. E. CONNELL and L. B. DAVENPORT: Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystems. Ecol. 43, 88—96 (1962)
- 23) ODUM, E. P. and A. F. SMALLEY: Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. Proc. Nat. Acad. Sci. 45, 617—622 (1959)
- 24) PETRIDES, G. A. and SWANK, W. G.: Estimating the productivity and energy relations of an African elephant population. Proc. 9th. Int. Grassland Congr., São Paulo, Brazil. January 1965. 831—842 (1965)
- 25) RICHARDS, A. G.: The effect of temperature on the rate of oxygen consumption and on exydrative enzyme in the cockroach *Periplaneta americana*. Ann. Entomol. Soc. Am. 56, 355—357 (1963)
- 26) RICHMAN, S.: The transformation of energy by *Daphnia pulex*. Ecol. Monogr. 28, 273—291 (1958)
- 27) SAITO, S.: Structure and energetics of the population of *Ligidium japonicum* (Isopoda) in a warm temperate forest ecosystem. Jap. J. Ecol. 15, 47—55 (1965)
- 28) SAITO, S.: Energetics of isopod populations in a forest of central Japan. Res. Popul. Ecol. 11, 229—258 (1969)
- 29) SLATER, W. K.: Biochem. J. 21, 198— (1927)
- 30) SLOBODKIN, L. B.: Energetics in *Daphnia pulex* populations. Ecol. 40, 232—243 (1959)
- 31) SMALLEY, A. E.: Energy flow of a salt marsh grasshopper population. Ecol. 41, 672—677 (1960)
- 32) SMITH, P. H.: The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice. J. Anim. Ecol. 41, 567—587 (1972)
- 33) STANDEN, V.: The production and respiration of an enchytraeid population in blanket bog. J. Anim. Ecol. 42, 219—245 (1973)
- 34) STOCKNER, J. G.: Ecological energetics and natural history of *Hedriodiscus truquii* (Diptera) in two

- thermal spring communities. J. Fish. Res. Bd. Canada 28, 73—94 (1971)
- 35) TANAKA, M.: The bio-economics of the populations of *Isotoma* (*Desoria*) *trispinata* MACGILLIVRAY (Collembola ; Isotomidae) and *Onychiurus* (*Protaphorura*) sp. (Collembola ; Onychiuridae) in a grassfield. Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. 2, 51—120 (1970)
- 36) TROJAN, P.: Energy flow through a population of *Microtus arvalis* (Pall.) in an agroecosystem during a period of mass occurrence, In PETRUSEWICZ, K. and L. RYSKOWSKI (Ed.) "Energy flow through small mammal populations" Warszawa, 267—279 (1970)
- 37) WIEGERT, R. G.: Population energetics of meadow spittlebugs (*Philaenus spumarius* L.) as affected by migration and habitat. Ecol. Monogr. 34, 217—241 (1964)
- 38) WIEGERT, R. G.: Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems. Oikos 16, 161—176 (1965)

Production efficiency in natural animal populations

— Studies on population energetics of animals —

SUSUMU SAITO

Production efficiency in natural populations and metabolism of large sized soil animals are concerned in this paper, with a short note on population energetics of animals.

Production efficiency of animal populations is defined as P/A in percentage, where P is production and A is assimilation per unit area and unit time in terms of energy. Production efficiency of three animal groups, i. e. insects, invertebrates excluding insects and vertebrates, is considered here. Production efficiency of insect populations varied from 23% to 65%, and is relatively high. On the other hand, production efficiency of population for vertebrates, i. e. fishes, mammals and birds, is almost less than 10%. Populations of invertebrates excluding insects show medium efficiency, being from 14% to 30%. Difference in production efficiency between these animal groups is due to body temperature, growth and life span of individuals, and structure of populations.